

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
CHARLES MARTIN

EFFET DES CARACTÉRISTIQUES GÉOMÉTRIQUES DES PEUPLEMENTS
FORESTIERS SUR LA STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS D'OISEAUX

NOVEMBRE 2015

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

*“To do science is to search for repeated
patterns, not simply to accumulate facts [...]*”

Robert MacArthur

REMERCIEMENTS

J'aimerais d'abord remercier mon directeur de recherche, Raphaël Proulx, d'avoir foncé avec moi dans cette aventure, que nous savions d'avance complexe et périlleuse. Merci de m'avoir supporté, mais aussi de m'avoir aidé à me surpasser, jusqu'à aller beaucoup plus loin que ce que j'aurais cru possible au début du projet. Merci aussi aux deux autres membres de mon comité d'orientation, Andrea Bertolo et Denis Masse pour leur collaboration, leur support, leurs questions et leurs suggestions.

Merci à tous les collègues de laboratoire qui m'ont accompagné d'une manière ou d'une autre dans ce projet : Laurianne Bonin, Jérémy Demers-Poliquin, Louis Desrochers, Guillaume Rheault, Irene Torrecilla Rocca, Ian Seiferling et Catherine Valiquette. Sans vous, j'en serais probablement encore à mesurer des arbres dans la forêt! Merci aussi à Natalie Godbout et Chantal Fournier pour votre support logistique et matériel et à Jean-Claude Bourgeois pour avoir effectué les points d'écoute pour le parc national de la Mauricie.

Je m'en voudrais aussi de ne pas remercier ma petite famille, qui m'a supporté dans toute cette aventure. Merci, Marie-Claude d'avoir tenu le fort chaque fois que je devais m'absenter pour compléter quelque chose et d'avoir enduré mes montagnes russes émotionnelles. Merci aussi Ariane, pour avoir aidé papa à garder les pieds sur terre pendant ces deux années.

Ce projet a été réalisé grâce au soutien financier reçu du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et du Fond de recherche du Québec en nature et technologies (FRQNT) et n'aura pu exister sans la collaboration du parc national de la Mauricie (Parcs Canada).

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est le fruit d'un peu plus de deux années de travaux de recherche dans le cadre de la maîtrise en science de l'environnement. Les campagnes d'échantillonnage ayant permis de conduire ce projet ont été effectuées en juillet et août 2013 pour l'inventaire de la végétation et en juin 2014 pour l'identification des oiseaux, au parc national de la Mauricie (près de Shawinigan, Québec, Canada). Ces inventaires et l'analyse des données qui en découlent ont été effectués sous la supervision du professeur Raphaël Proulx, titulaire de la Chaire de recherche du Canada en intégrité écologique, à l'Université du Québec à Trois-Rivières. Le but de ces travaux était de décrire la relation entre les communautés d'oiseaux et les aspects géométriques de leur habitat.

Le présent mémoire est composé de trois chapitres, soit une introduction et une conclusion générale écrites en français (chapitres I et III), de même qu'un article scientifique relatant en détail les résultats de mes travaux (chapitre II). L'article du chapitre II, donc je suis l'auteur principal en collaboration avec Raphaël Proulx, est sous presse à la revue *Forest Ecology and Management*.

RÉSUMÉ

L'écologie des communautés a souvent été critiquée, car elle définit peu de règles suffisamment générales pour être exportée à l'extérieur de la zone étudiée. Bien que des progrès aient été réalisés en s'intéressant aux traits fonctionnels plutôt qu'à l'identité des espèces directement, il devient également nécessaire de généraliser la description des gradients environnementaux. À cet effet, nous avons utilisé une approche statistique novatrice pour la modélisation de l'interaction entre les traits fonctionnels des espèces (taille du corps, substrat d'alimentation) et de la géométrie de l'habitat (taille des objets, forme, couleur, densité, superposition et texture), de manière à décrire des règles d'assemblage générales pour les communautés d'oiseaux à l'intérieur d'une forêt mature (Parc national de la Mauricie, Québec, Canada). Nos résultats montrent que la géométrie de l'habitat filtre le pool d'espèces régional par son interaction avec la taille du corps de l'oiseau et son substrat d'alimentation, au niveau de l'espèce, et davantage au niveau de la communauté. Nous avons également trouvé des règles d'assemblage équivalentes en utilisant uniquement des descripteurs de la géométrie de l'habitat basés sur l'analyse d'image, fournissant ainsi aux gestionnaires forestiers un protocole rapide, fiable, standardisé et peu coûteux pour caractériser les peuplements forestiers. Puisque des groupes fonctionnels d'oiseaux réagissent différemment aux gradients environnementaux, nous suggérons que les forêts matures devraient être gérées de façon à favoriser la diversité bêta par la préservation d'une mosaïque de différents stades de succession.

Mots-clés : filtre environnemental, structure de l'habitat, quatrième coin, ornithologie, forêt.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
AVANT-PROPOS.....	iv
RÉSUMÉ	v
LISTE DES FIGURES ET TABLEAU	viii
CHAPITRE I	
INTRODUCTION	1
1.1 Problématique.....	1
1.2 Structure des communautés.....	2
1.3 Cadre conceptuel	4
1.4 Approche par l'analyse d'images numériques	6
1.5 Objectifs	9
1.6 Modélisation.....	10
CHAPITRE II	
HABITAT GEOMETRY, A STEP TOWARDS GENERAL BIRD COMMUNITY ASSEMBLY RULES IN MATURE FORESTS	14
Abstract.....	15
Introduction.....	15
Methods.....	18
Study area	18
Bird Data	19
Direct forest descriptors	19
Image-based forest descriptors.....	20
Statistical analysis	22
Results.....	24
Discussion	26
Bird traits-habitat geometry relationships	26
Management implications	28
Conclusion	29
Acknowledgements.....	29

References.....	30
Supplementary Material.....	34
CHAPITRE III	
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	36
3.1 Contextualisation.....	36
3.2 Principaux résultats	37
3.3 Conclusion.....	38
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	39
ANNEXE A	
LOCALISATION DES PARCELLES À L'ÉTUDE.....	44
ANNEXE B	
LISTE DES ESPÈCES	45
ANNEXE C	
RELATIONS ENTRE LES DESCRIPTEURS DE LA VÉGÉTATION	48

LISTE DES FIGURES ET TABLEAU

Figure		Page
1.1	Tendances des populations d'oiseaux du Canada.....	2
1.2	Position de l'alimentation de deux espèces de parulines.....	5
1.3	Éléments formant le problème du coin manquant	11
A.1	Localisation des points d'écoute à l'étude.....	44
C.1	Corrélations entre les variables décrivant la végétation	48

Tableau

B.1	Liste des espèces d'oiseaux chanteurs forestiers et leurs traits fonctionnels retrouvés dans les 57 communautés entre 2011 et 2014.....	45
-----	-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Problématique

Bien que la valeur culturelle apportée par les oiseaux à travers les dépenses reliées à l'ornithologie soit déjà bien connue grâce à des études comme celle du US Department of the Interior Fish and Wildlife Service & US Department of Commerce (1996) qui les chiffrait annuellement à plus de 3 G US\$, on a longtemps sous-estimé leur valeur comme fournisseurs de services écosystémiques (Sekercioglu 2006). On connaît néanmoins aujourd'hui leur importance pour les processus de pollinisation et de dissémination de même que leur contribution au contrôle des insectes pestes (voir Whelan *et al.* 2008 pour une revue détaillée). Encore de nos jours, leur utilisation alimentaire par plusieurs peuples via la chasse demeure aussi importante (Peres 2001).

Parallèlement à ces réalisations, l'étude de la distribution des oiseaux aux États-Unis et au Canada, grâce à l'apport de milliers d'ornithologues amateurs, a mis en relief le déclin de plusieurs groupes, particulièrement au niveau des insectivores aériens et des oiseaux de prairie (Figure 1.1; Initiative de conservation des oiseaux de l'Amérique du Nord 2012). Par ailleurs, on observe également que des groupes d'espèces jadis en déclin (sauvagine et oiseaux de proie) sont maintenant en constante augmentation, et ce grâce aux efforts de conservation tant au niveau de la protection des habitats que de la réglementation sur les polluants (Initiative de conservation des oiseaux de l'Amérique du Nord 2012).

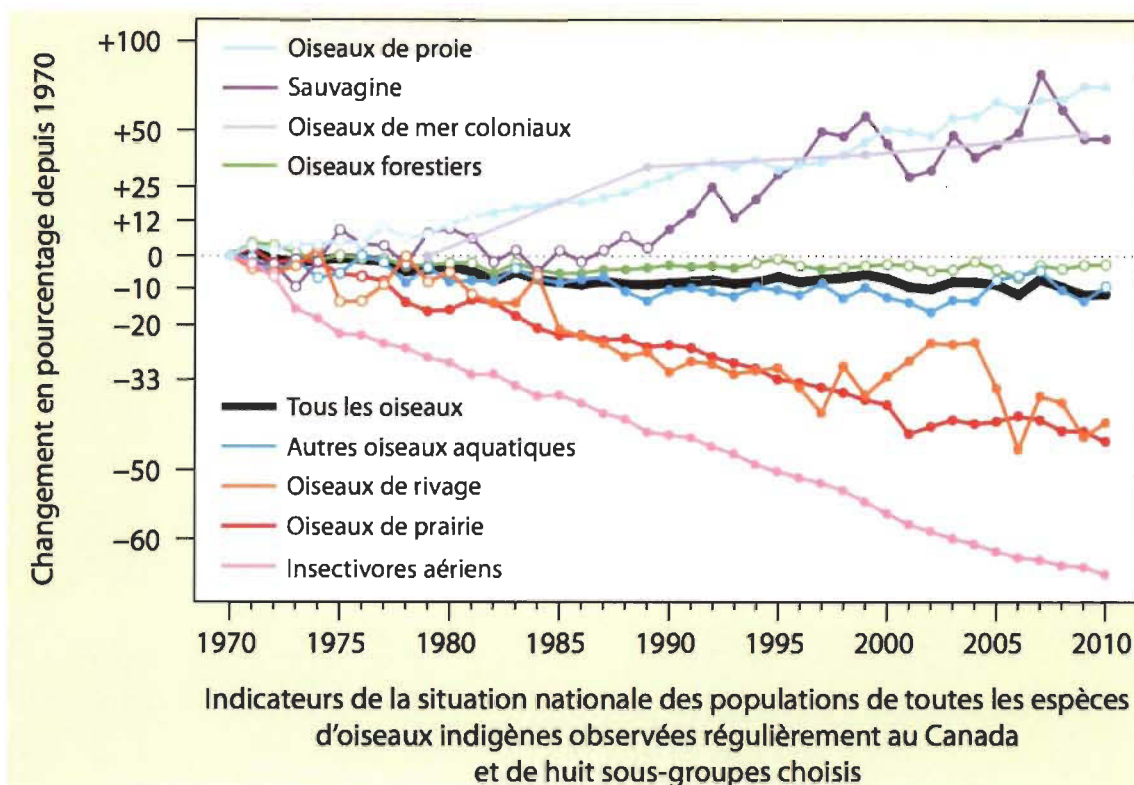


Figure 1.1 Tendances des populations d'oiseaux du Canada.
Source : Initiative de conservation des oiseaux de l'Amérique du Nord (2012).

Parmi les stratégies de protection des communautés d'oiseaux existantes, une de celles ayant le plus grand potentiel d'application en Amérique du Nord, à cause des vastes territoires inoccupés, est sans doute la création d'aires protégées. Ces dernières permettent, entre autres, la conservation d'habitats et leur protection contre l'exploitation forestière, minière, etc. Dans ce contexte, il devient donc primordial de posséder des outils permettant de quantifier rapidement le potentiel de conservation d'un territoire afin de cerner les endroits devant être étudiés ou protégés de façon prioritaire.

1.2 Structure des communautés

Une communauté, au sens écologique du terme, représente l'ensemble des individus d'un groupe d'espèces reliées taxonomiquement, qui exploitent leur environnement de façon similaire, à l'intérieur de limites spatiales définies. Cette

communauté possède des propriétés qui lui sont propres, émergeant de l'interaction de ses composantes. On parlera de richesse pour décrire le nombre d'espèces qu'elle contient et de densités relatives pour décrire la proportion de chacune de ces espèces dans la communauté. Si ces densités relatives sont semblables, nous dirons que cette communauté a une équitabilité élevée. À l'inverse, l'équitabilité sera faible si la communauté est dominée par un nombre restreint d'espèces. L'équitabilité des densités relatives, combinée à la richesse, nous permet d'évaluer la diversité de la communauté, que l'on peut résumer par la question « Est-il facile de prédire l'identité d'un individu échantillonné au hasard dans la communauté? ». On peut, au même titre, décrire la structure en taille d'une communauté (p. ex. en décrivant les spectres de taille la composant) ou sa diversité fonctionnelle pour des traits particuliers (p. ex. substrat d'alimentation, longueur des ailes, etc.).

On reconnaît de plus en plus l'importance de la structure en taille et de la composition en espèces des communautés, tant au niveau des services écologiques que celles-ci peuvent apporter que pour leur conservation. On sait par exemple que la richesse en espèces d'oiseaux a un effet positif sur le contrôle des lépidoptères en milieu agricole, bien que cet effet ne puisse être totalement séparé de celui de la densité (Perfecto *et al.* 2004). Des travaux ont aussi montré que l'efficacité du contrôle de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) dépend de la présence de plusieurs classes de taille chez les oiseaux. Les plus petits comme les mésanges et les roitelets détectent et consomment les insectes à des échelles fines (de l'ordre d'une aiguille de conifère), mais peu efficacement, alors que les plus grands comme le Gros-bec errant perçoivent (et donc consomment) uniquement les agrégations de tordeuse plus importantes (à l'échelle de peuplements), mais sont des prédateurs plus efficaces (Peterson *et al.* 1998). Ce mécanisme permet donc le contrôle, jusqu'à un certain point, des insectes sur un large éventail de densités et d'échelles spatiales. La structure en taille d'une communauté d'oiseaux peut aussi présenter une importance particulière en région tropicale, où les espèces d'arbres de fin de succession dépendent souvent de groupes précis d'espèces dont la taille est suffisamment grande pour

transporter leurs fruits et les disperser. Parallèlement, ces oiseaux de grande taille sont souvent ceux les plus enclins à l'extinction (Sekercioglu 2006).

1.3 Cadre conceptuel

Au moins deux facteurs principaux façonnent la structure des communautés aviaires, soit la disponibilité des ressources et la compétition. À grande échelle, des travaux ont montré que la richesse en espèces d'oiseaux était plus élevée dans les tropiques qu'en haute latitude et que cette richesse diminuait aussi en altitude (MacArthur 1969). À l'échelle d'un biome (p. ex. la forêt boréale canadienne), des facteurs comme la température, les précipitations et leur variabilité influencent également l'abondance des différentes espèces d'oiseaux (Cumming *et al.* 2013). Localement, la richesse en espèce d'oiseaux chanteurs serait d'abord influencée par la superficie des parcelles de forêt disponibles, les plus grandes supportant une plus grande diversité (Freemark & Merriam 1986). À un moindre degré, la fragmentation jouerait aussi un rôle dans la structure des communautés, mais ce dernier serait moins unidirectionnel que l'effet de la superficie (Trzcinski *et al.* 1999).

Une fois ces facteurs environnementaux pris en compte, on constate tout de même une coexistence entre les différentes espèces d'oiseaux. Cette dernière est rendue possible par la division des ressources en différentes niches écologiques. Chaque niche peut être vue comme un espace multidimensionnel, dans lequel chacun des axes serait une façon différente de partitionner les ressources, et où chaque espèce se positionnerait (et se spécialiserait) de façon unique, lui permettant de persister dans le temps (Cody 1974).

Ce partitionnement peut être simplement dû à une différence dans le type d'aliment consommé (fruits, graines, insectes, etc.) ou ses caractéristiques (p. ex. taille et dureté). Il peut aussi s'opérer spatialement, par l'utilisation d'habitats différents comme le choix d'utiliser un milieu forestier ou un champ. La stratégie utilisée pour obtenir la ressource permet également une certaine ségrégation spatiale, comme l'alimentation des

insectivores, en vol chez certains ou directement dans le feuillage chez d'autres. L'utilisation différentielle de l'espace permet donc la coexistence de plusieurs espèces, comme on l'a déjà démontré chez les parulines en forêt de conifères, qui utilisent toutes le même aliment (insectes), mais qui s'alimentent à différents endroits sur l'arbre (MacArthur 1958; Figure 1.2). Une séparation du même type existe entre deux pics du genre *Picoides* (Pic mineur et Pic chevelu; voir Annexe B pour la nomenclature détaillée des espèces), qui bien qu'ils s'alimentent tous deux en creusant l'écorce des arbres pour trouver des insectes, se différencient par le diamètre des branches et des troncs utilisés (Kisiel 1972).

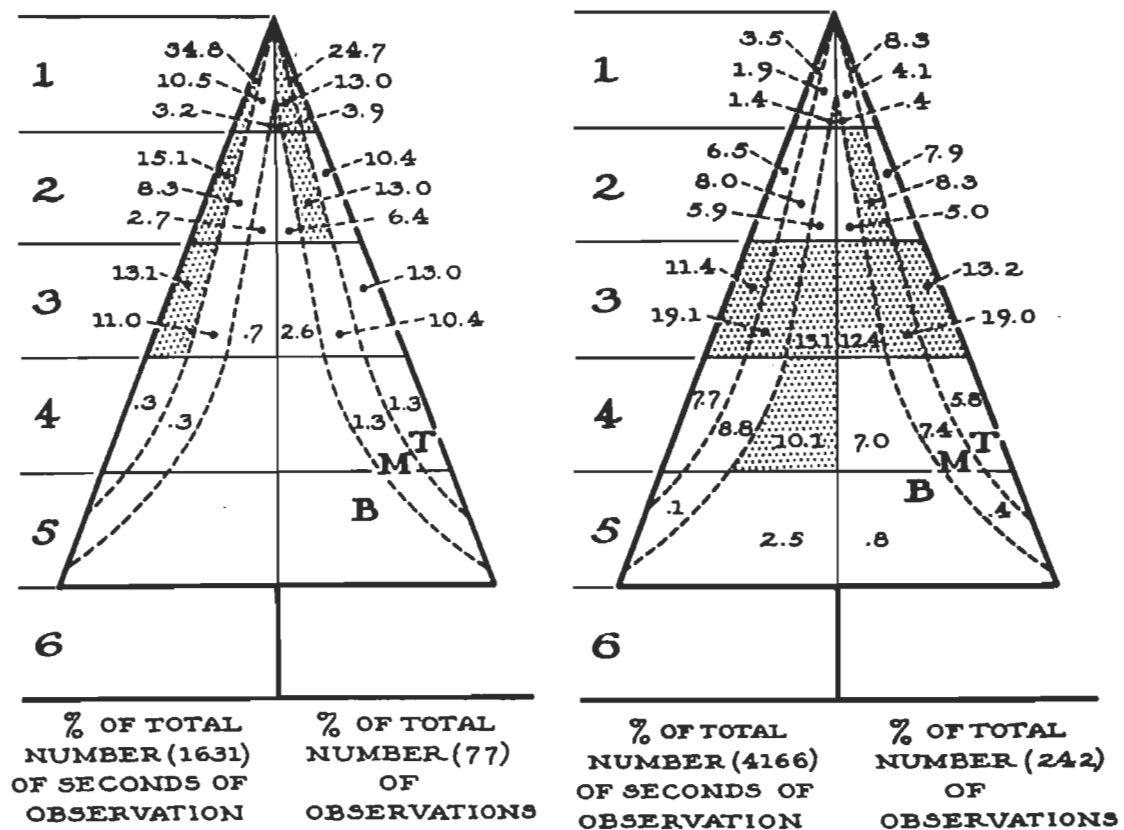


Figure 1.2 Position de l'alimentation de deux espèces de parulines. Le schéma de gauche représente la Paruline à gorge orangée et celui de droite de la Paruline à poitrine baie. Les zones hachurées représentent la majeure partie de l'activité observée. Source : MacArthur (1958).

On peut en déduire que la présence de plusieurs strates à l'intérieur de la végétation augmentera le nombre de niches disponibles, et donc le potentiel de support

pour la diversité aviaire, comme l'ont montré MacArthur & MacArthur (1961) en mettant en relation la diversité de hauteur du feuillage (FHD; équivalent du nombre de strates disponibles) et un indice de diversité aviaire. Des expériences subséquentes ont validé ces résultats (Karr 1968, Recher 1969, Pianka & Huey 1971, Røv 1975, etc.), mais d'autres ont aussi soulevé l'importance d'autres facteurs comme la densité du feuillage (Karr & Roth 1971) et la variété des formes de croissance (Tomoff 1974). Suite à ces constats, Roth (1976) postule qu'il existe en fait deux mécanismes agissant sur la diversité aviaire, soit le remplissage (*packing*) vertical en milieu forestier et celui horizontal en milieu ouvert.

Par ailleurs, on comprend intuitivement que les organismes perçoivent un milieu différemment selon leur taille respective. De petits organismes ont la capacité d'utiliser des structures plus fines (p. ex., espace entre les grains de sable), mais leur vitesse de déplacement limite leur perception de structures à grande échelle. À l'inverse, un organisme de grande taille sera incapable d'interagir avec des structures très fines, mais aura la capacité de parcourir de plus grandes distances et ainsi percevoir l'hétérogénéité à des échelles plus grandes. Ces différentes échelles de perception peuvent être observées même à l'intérieur d'un groupe plus restreint comme les oiseaux, où on a déjà montré que la taille des individus retrouvés dans un milieu était reliée aux dimensions géométriques des différentes structures présentes (Holling 1992). Dans des milieux simples, on a aussi montré, par extension, que l'échelle dominante (p. ex. plus fine pour des feuilles denses et plus grossières pour des arbres espacés) influençait la taille des oiseaux utilisant ce milieu (Fischer *et al.* 2008, Hanspach *et al.* 2011). Une étude expérimentale a aussi révélé que la pratique d'éclaircies dans des maquis avait pour effet d'augmenter la taille des oiseaux présents (de la Montana *et al.* 2006).

1.4 Approche par l'analyse d'images numériques

Outre les mesures directes de la végétation, il est maintenant commun d'utiliser l'analyse d'images numériques *in situ* (near-surface remote sensing) pour décrire la structure des milieux étudiés (p. ex. Fuentes *et al.* 2008, Pekin & Macfarlane 2009,

Proulx & Parrott 2009, Witté *et al.* 2013, etc.), puisque cette technique permet d'intégrer à l'intérieur d'une matrice en deux dimensions la structure physique visible d'un site en une fraction de seconde. Les appareils photo commerciaux décrivent l'image à l'aide de trois composantes, soit une matrice d'intensité dans les bandes spectrales du rouge, du vert et du bleu (modèle RGB) permettant de reconstituer la scène originale. Les valeurs d'intensité de ces trois composantes étant fortement corrélées, puisque dépendantes de l'intensité lumineuse générale, il est généralement suggéré de normaliser ces valeurs en coordonnées chromatiques afin de faciliter leur analyse et leur interprétation (Gillespie *et al.* 1987, Pietikainen *et al.* 1996, Cheng *et al.* 2001, Sonnentag *et al.* 2012) en utilisant les équations :

$$r_{cc} = \frac{R}{(R + G + B)}; g_{cc} = \frac{G}{(R + G + B)}; b_{cc} = \frac{B}{(R + G + B)}$$

où R, G et B sont les valeurs numériques enregistrées par le capteur et r_{cc} , g_{cc} et b_{cc} sont les coordonnées chromatiques normalisées.

L'intensité des couleurs ayant peu de signification biologique lorsque l'on analyse la structure d'un milieu, il peut aussi être utile de convertir l'image au modèle HSV (Hue, Saturation, Value). La teinte (Hue) nous indique, pour chaque pixel, sa couleur comme nous l'entendons généralement (vert, rouge, jaune, etc.), la saturation nous indique l'intensité de la teinte (du gris résultat d'une faible saturation, jusqu'à la couleur pure) et la luminosité (Value) nous renseigne sur la quantité de blanc ou de noir présente dans la couleur.

L'analyse de ces images permet, subséquemment, d'extraire plusieurs indices utiles au niveau écologique. Parmi les applications les plus simples, on peut par exemple, à l'aide d'une photo prise à la verticale (90°), la convertir en noir et blanc à l'aide d'un seuil distinguant le ciel de la végétation et calculer l'ouverture de la canopée par un ratio blanc/noir.

Des études ont montré que des mesures de texture dérivées de la théorie de l'information comme le *mean information gain* (MIG) pouvaient être utilisées comme descripteurs de la complexité structurelle de la végétation (Proulx & Parrott 2008). Une étude de Witté *et al.* (2013) a montré que le MIG de la composante H mesuré sur des photos prises en forêt était plus élevé dans des peuplements ayant subi des coupes partielles que dans des forêts matures. Ils avancent l'hypothèse qu'en milieu forestier, cet indice ne serait pas lié directement à la richesse en espèces, mais plutôt à la superposition des couches de feuilles. Cette propriété pourrait donc rendre le MIG de la bande H en milieu forestier intéressant comme approximation d'un indice de stratification (p. ex. FHD).

L'indice de surface foliaire (*leaf area index*, LAI), mesuré comme la surface foliaire par surface de sol, pourrait aussi être utilisé pour évaluer la superposition des feuilles. Cet indice nous renseigne non seulement sur la structure du feuillage, mais il permet aussi d'estimer certains processus fondamentaux des communautés de plantes comme l'évapotranspiration et la photosynthèse, nous fournissant une solide assise biologique. Un $LAI < 1$ nous indiquerait une absence de superposition, alors que des valeurs plus grandes suggéreraient une superposition, croissant avec l'indice. La mesure directe de valeurs de LAI en milieu forestier est non seulement extrêmement longue, mais aussi destructive puisqu'elle implique la collecte et la mesure de chacune des feuilles observées. Des mesures indirectes existent, avec ou sans contact, permettant d'estimer rapidement le LAI, par exemple à l'aide de mesure de transmission de la radiation à travers la canopée (voir Bréda 2003 pour une revue complète). Il est maintenant connu que le LAI peut être estimé à partir de photos numériques de la canopée avec des erreurs comparables à celles obtenues en utilisant des appareils spécialisés (p. ex. Licor LAI-2000) ou des lentilles à grand-angle, et ce en utilisant des appareils photo commerciaux équipés de lentilles standard (Macfarlane *et al.* 2007). Ces mesures numériques ne permettant habituellement pas de discriminer entre le matériel foliaire et le bois des plantes, il sera alors plus juste de parler de *plant area index* (PAI) plutôt que de LAI. L'estimation de PAI à partir des photos, nous indiquant le niveau de

superposition de la végétation, pourrait donc aussi servir d'estimation au FHD en milieu forestier.

Plusieurs indices de végétation existent déjà pour estimer la biomasse de plantes à partir d'images numériques. Ceux-ci sont habituellement calculés à partir des trois composantes originales de l'image ou des coordonnées chromatiques. On connaît entre autres l'excès de vert ($ExG = 2g - r - b$) et l'indice de différence normalisé ($NDI = [G - R] / [G + R]$), tentant tous deux de discriminer les sections de l'image appartenant aux plantes et celles appartenant au fond (Perez *et al.* 2000, Meyer & Neto 2008, Sonnentag *et al.* 2012, etc.). Ces deux techniques, bien qu'ayant trouvé leur utilité sur le terrain, présentent néanmoins une lacune importante soit la nécessité du calage d'un paramètre de seuil pour discriminer la végétation et le fond. Meyer & Neto (2008) ont depuis proposé un indice composé, l'excès de vert moins l'excès de rouge ($ExG - ExR$, où $ExR = 1.4r - b$), permettant non seulement d'éliminer la nécessité du calcul du seuil, mais aussi d'augmenter de plus de 50 % la précision des méthodes précédentes. Cet indice pourrait permettre d'estimer la biomasse foliaire présente à un site, et donc de le relier aux mesures de couvert latéral.

Enfin, d'autres méthodes ont aussi été explorées par le passé pour déterminer l'échelle de certaines structures naturelles. On peut penser par exemple à la dimension fractale (D ; Mandelbrot 1967), c'est-à-dire le taux de changement d'une distance mesurée en fonction de la taille de l'outil de mesure. Rapporté aux structures composant un habitat, plus D est élevé, plus le gain de surface utilisable par les petits animaux sera important par rapport aux grands, comme l'ont montré Morse *et al.* (1985) et Shorrocks *et al.* (1991) en reliant cette dimension fractale, mesurée sur la végétation ou les lichens, à la taille des arthropodes que l'on pouvait y retrouver.

1.5 Objectifs

L'objectif principal de ce projet de recherche était d'établir les liens entre les caractéristiques des oiseaux (c.-à-d. leurs traits fonctionnels) et la géométrie de leur

habitat, afin de définir une série de filtres environnementaux qui décriraient, de façon la plus générale possible, les processus structurant les communautés locales.

Compte tenu des éléments décrits précédemment, notre objectif principal pouvait se découper en deux objectifs spécifiques. Le premier était d'établir si l'interaction entre les traits fonctionnels des oiseaux et la géométrie de l'habitat filtrait les communautés d'oiseaux au niveau de la présence-absence des espèces. Le second objectif spécifique était de déterminer si ce même filtre agissait au niveau de la communauté en entier et de ses propriétés (c.-à-d. son effet sur la richesse en espèces).

Un troisième objectif spécifique pouvait être énoncé en parallèle des deux premiers, soit de déterminer si les patrons décrits à partir de descripteurs physiques de la végétation (couvert, DHP, densité de tiges) pouvaient aussi être décrits à l'aide de descripteurs basés sur l'analyse d'image (LAI, MIG, anisotropie, etc.). Ce troisième objectif servait donc à la fois de test technologique (déterminer si cette approche novatrice fonctionne) et de validation de l'objectif principal (si les patrons peuvent être décrits à la fois par des méthodes terrain et l'analyse d'image, il est légitime de croire que leurs origines sont réellement géométriques).

1.6 Modélisation

La modélisation des relations entre les propriétés de l'environnement et celles des espèces, telles que décrites précédemment, présente un défi particulier. Dans les approches classiques où l'on cherche des liens de cause à effet entre l'environnement et les organismes (régression multiple, CCA, RDA), on analyse le lien entre deux matrices, une dépendante (Y; l'abondance des espèces à chaque site) et une indépendante (X; la description des sites). Or, ici, le lien qui nous intéresse est celui entre la matrice indépendante (X) et la matrice de traits des espèces (Z). Par contre, le lien entre X et Z n'est jamais mesuré directement, mais inféré à partir de la matrice Y (Figure 1.3). On appelle cette situation « le problème du coin manquant ».

	Species							Environment					
		1	2	3	.	.	m	1	2	3	.	.	p
Sites	1												
	2												
	3												
	.												
	.												
	n												
Traits	1							Missing corner					
	2												
	3												
	.												
	.												
	s												

Figure 1.3 Éléments formant le problème du coin manquant. La matrice Y contient l'abondance de chacune des m espèces à chacun des n sites. La matrice X contient les p variables environnementales mesurées à chacun des n sites. Enfin, la matrice Z contient les valeurs des s traits mesurés sur chacune des m espèces. Source : Jamil *et al.* 2013.

Deux approches sont traditionnellement utilisées pour résoudre le problème du coin manquant, soit la méthode RLQ et la méthode du quatrième coin (fourth-corner). La méthode RLQ, proposée par Dolédec *et al.* (1996) est une extension des ordinations classiques à deux matrices (CCA, RDA), où la matrice d'abondance (Y) est ordonnée sous la contrainte de deux matrices (X et Z) plutôt qu'une seule (X). De nouvelles coordonnées dans l'espace multidimensionnel sont alors assignées aux sites, aux espèces et aux traits ce qui permet d'explorer visuellement leur relation. Par contre, la méthode

RLQ n'offre qu'un seul test statistique global, qui ne permet pas d'évaluer l'importance de chacune des interactions trait-environnement individuellement. Cette lacune peut être comblée par une seconde approche, celle du quatrième coin, proposée par Legendre *et al.* (1997). Dans cette approche, les données des matrices X, Y et Z sont croisées pour obtenir une matrice gonflée (*inflated matrix*), où chaque ligne correspond à une présence dans la matrice Y et où les colonnes sont formées par les valeurs d'une seule variable environnementale de la matrice X et d'un seul trait de la matrice Z. À partir de cette nouvelle matrice, on calcule un tableau de contingence (c.-à-d. combien de fois chaque combinaison trait-environnement a été observée). Ce tableau est ensuite comparé à ceux obtenus par permutation de la matrice gonflée pour calculer une statistique de test pour cette combinaison trait-environnement. On peut ainsi déterminer l'importance de chacune des interactions traits-environnement, mais ces dernières sont testées de façon individuelle, donc ne tiennent pas compte de la covariation possible entre les traits ou les variables environnementales et ne peuvent s'appliquer qu'à des données de type présence-absence. Enfin, il a été suggéré récemment qu'appliquer les deux méthodes à un même jeu de données pouvait donner un portrait plus complet des relations trait-environnement d'un système (Dray *et al.* 2014).

Récemment, une approche alternative a été proposée (Jamil *et al.* 2013, Brown *et al.* 2014, Warton *et al.* 2015), qui combine à la fois les qualités des deux méthodes précédentes, tout en permettant de faire des prédictions pour des combinaisons de traits et de variables environnementales. Cette approche par modèle consiste à utiliser un cadre d'analyse connu (la régression multiple) pour analyser les relations trait-environnement. La méthode peut se résumer à la construction, un peu comme dans la méthode du quatrième coin, d'une matrice de données gonflée, mais où chaque ligne correspond à l'observation (ou l'absence d'observation) d'une espèce à un site, avec comme colonnes les valeurs croisées de tous les traits fonctionnels (Z) et toutes les variables environnementales (X). Cette matrice indépendante sera utilisée pour expliquer une matrice dépendante d'une seule colonne, constituée de l'abondance de chaque espèce à chaque site (matrice Y en format long). Dans ce cadre, la relation entre les traits des espèces et les caractéristiques de l'environnement sont modélisées par des termes

d'interaction statistiques, un pour chaque combinaison à étudier. Puisque l'abondance d'une même espèce est étudiée à plusieurs sites et qu'un même site est utilisé pour plusieurs espèces, l'assomption d'indépendance entre les observations de la régression n'est pas respectée et des effets aléatoires normalement distribués pour l'espèce et le site doivent être ajoutés au modèle :

$$Y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 X_i + \beta_2 Z_j + \beta_3 X_i Z_j + \mu_i + \gamma_j + \epsilon_{ij}$$

$$\mu_i \sim \mathcal{N}(0, \sigma_\mu)$$

$$\gamma_j \sim \mathcal{N}(0, \sigma_\gamma)$$

$$\epsilon_{ij} \sim \mathcal{N}(0, \sigma_\epsilon)$$

$$i = 1 \dots n \text{ sites}$$

$$j = 1 \dots m \text{ espèces}$$

Le modèle final peut donc être ajusté comme un modèle mixte linéaire généralisé (*generalized linear mixed model*; GLMM) classique, où l'on peut modifier la distribution de la variable-réponse pour un terme logistique et effectuer des comparaisons de modèles à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC; Burnham & Anderson 2002).

Dans un tel modèle, on peut interpréter le paramètre d'interaction (c.-à-d. β_3) directement comme l'ampleur de l'interaction entre le trait fonctionnel et la variable d'environnement. Sa présence ou non dans le modèle, une fois la sélection de modèle appliquée, indique quant à elle l'importance statistique de cette interaction particulière.

CHAPITRE II

HABITAT GEOMETRY, A STEP TOWARDS GENERAL BIRD COMMUNITY ASSEMBLY RULES IN MATURE FORESTS

Manuscrit sous presse à la revue *Forest Ecology and Management*.

Charles A. Martin^{*}, Raphaël Proulx

Canada Research Chair in Ecological Integrity, Département des Sciences de
l'Environnement, Université du Québec à Trois-Rivières, C.P. 500, Trois-Rivières,
Québec, G9A 5H7 (Canada)

* Corresponding author: charles.martin1@uqtr.ca

Keywords: environmental filter, habitat structure, fourth corner, forest

Abstract

Community ecology has often been criticized because it seldom defines general rules that can be exported outside of the studied system. Although much progress has been achieved by studying functional traits instead of species identities *per se*, environmental gradients defined in terms of local resources can be measured only on a subset of ecosystems and, thus, are not deemed general. Here, we used state-of-the-art statistical approaches for modeling the interaction between species functional traits (body size, feeding substrate) and habitat geometry (object size, shape and color; packing, layering and texturing), such as to derive general assembly rules for bird communities in an even-aged mature forest (La Mauricie National Park, Québec, Canada). Our results show that habitat geometry filters the species pool through its interaction with bird body size and feeding substrate, both at the species, and even more so at the community level. We found comparable assembly rules using only photographic (image-based) descriptors of habitat geometry, thus providing forest managers with a fast, reliable, standardized and cost-effective protocol for characterizing forest stands. Because bird functional groups respond differently to environmental gradients, we conclude that mature forest should be managed to preserve a spatial mosaic of successional states.

Introduction

Community ecology has often been criticized because it seldom defines general rules (e.g. Lawton, 1999; Simberloff, 2004). McGill et al. (2006) revived an approach focused on functional traits and environmental gradients that emphasized the importance of testable rules, and yet a final step is still missing to truly general rules in local community assembly. In order to be described as general or not, assembly rules need to be defined in a way that makes them testable outside of the original study area. That is, in addition to species functional traits, the environmental gradient also needs to be described with variables that can be measured in the broadest range of ecosystems possible. While in practice one can assign functional traits like body size or preferred feeding substrate to nearly all living organisms, environmental gradients defined in

terms of local resources (e.g., lichen cover, biomass of wildberries, etc.) can be measured only on a subset of ecosystems.

Habitat geometry is a physical representation of the environment using descriptors that are measurable at several observation scales (e.g. object size, shape and color; packing, layering and texturing). In wilderness areas where environmental filtering is not overridden by human activities, both guild proportion and species diversity of bird communities have been related to forest geometry (e.g. Arriaga-Weiss et al., 2008; Naidoo, 2004). Stem density, tree size and foliage cover are among the most common stand descriptors reported to structure bird communities (Table 1). One could thus expect that directing the description of forest habitat to these three axes should provide enough environmental gradients to assemble bird communities.

Table 1. Literature review of the interaction between forest stand descriptors of habitat geometry and both bird feeding substrate and diversity in wilderness areas.

Feeding substrate	Related forest geometry	Sources
Ground	Tree size	Arriaga-Weiss et al., 2008 Castaño-Villa et al., 2014
Understory / shrubs	Stem density	Arriaga-Weiss et al., 2008
	Stem density	Cockle et al., 2005
	Cover	Ding et al., 2008
Foliage / canopy	Tree size	Arriaga-Weiss et al., 2008 Nikolov, 2009 Castaño-Villa et al., 2014
	Cover	Castaño-Villa et al., 2014 Ding et al., 2008
Bark	Tree size	Arriaga-Weiss et al., 2008 Laiolo et al., 2003 Nikolov, 2009
	Stem density	Castaño-Villa et al., 2014 Laiolo et al., 2003
Air	Cover	Castaño-Villa et al., 2014
Species richness / diversity	Tree size	Martin and Blackburn, 2012 McDermott et al., 2011
	Cover	Castaño-Villa et al., 2014 Martin and Blackburn, 2012 Ding et al., 2008
	Stem density	Naidoo, 2004

Understory height and undergrowth density were categorized as cover

Tree height, density of large trees and basal area were grouped into tree size

Previous studies have shown that the feeding substrate of bird species can be used to define guilds (e.g. De Graaf et al., 1985) and that these guilds converged on three continents in association with habitat geometry (Korňan et al., 2013). Other studies also found that the proportion of each feeding guild presents a turnover along environmental gradients such as tree density (e.g. Hanspach et al., 2011; Mac Nally, 1994 and see Table 1). Hence our first specific hypothesis that (H1) forest stand geometry should affect bird species presence differently depending on their feeding substrate.

Because animals use physical structures adapted to their size, body size could also be an important trait structuring local bird communities. Several studies support this idea, where coarser habitat structures (e.g., thinned maquis, low tree densities in an agricultural landscape, etc.) supported higher densities of large birds than finely textured ones, while the opposite pattern was observed for smaller birds (de la Montaña et al., 2006; Fischer et al., 2008; Hanspach et al., 2011). Therefore, we expect that (H2) the size of objects composing the habitat should interact with body size to filter out species presence.

The combination of different environmental (geometric) filters should make some stands appropriate for some functional traits syndromes only. Although species sharing similar traits should be found in the same stands, they might avoid sharing similar physical stands because of interspecific competition or niche pre-emption processes. In such case, we hypothesize (H3) that bird traits-habitat geometry interaction should make better predictions about species richness at the community level.

This study tests the above species sorting hypotheses (H1-H3) using either classic (direct) forest stand descriptors, or photographic (image-based) descriptors of habitat geometry (Macfarlane et al., 2007; Meyer and Camargo Neto, 2008; Proulx and Parrott, 2008). We propose that the interaction between species functional traits and habitat geometry describes general assembly rules for forest bird communities.

Methods

Study area

To test the effect of forest geometry on bird communities, we selected La Mauricie National Park (Québec, Canada), an even-aged forest conservation area (536 km²). This allowed us to control for other confounding effects that are known to structure bird communities (e.g. anthropic activity, loss of habitat, fragmentation, etc.), but also to use multiple years of bird data to account for the variability of bird communities at the patch

scale (see 2.2. BIRD DATA). The park's forest was harvested from the beginning of the 19th century, for lumber and then for pulpwood, until the 1950s and then protected in 1970. Stands in the study area are dominated by either balsam fir (*Abies balsamea*), sugar maple (*Acer saccharum*), black spruce (*Picea mariana*) or yellow birch (*Betula alleghaniensis*).

Bird Data

We used bird survey data collected from 2011 to 2014 by the Park staff as part of their monitoring program. Each year, all stands were visited by the same team of two observers at the peak of the breeding season (May 18 to July 2) between 5 AM and 10 AM. Following the Québec Breeding Bird Atlas point count protocol (Regroupement Québec Oiseaux et al., 2011), every bird seen or heard within a 5-minute stop was recorded. Bird counts were then converted to species presence-absence and filtered to keep only singing forest bird species (n=68).

We compiled bird functional traits from the literature, that is, individuals from the same species were assigned the same trait value. We extracted body size (g) from the Quebec Breeding Bird Survey Atlas (Gauthier and Aubry, 1995). We retrieved the feeding substrate from De Graaf et al., (1985) and assigned each bird species to one of five categories: ground, lower-canopy, upper-canopy, bark and air (see table S1 for a complete list of bird species and their functional traits).

Direct forest descriptors

To represent all habitat types available along the survey paths, we measured habitat geometry in a subset of 57 stands. In each stand, we evenly spaced four subplots on an 85 m radius around the point count position. This distance was selected as to both minimize habitat perturbations due to the path opening, while being close enough from the point count position as to remain half-way to the average distance where 50% of the birds are heard in a forest setting (mean D_{50} =151 m; Wolf et al., 1995).

In each subplot, we measured the size (DBH, cm) and distance (m) of four trees and four saplings. We used these data to calculate the average tree size (DBH, cm) and applied the point centered quarter technique (Cottam and Curtis, 1956) to estimate stem density (stem ha^{-1}). A correction was applied to stem density to account for missing trees in open spaces or near lakes (Warde and Petranka, 1981). We also measured lateral vegetation cover at 15 m in the four cardinal directions using a cover board (Nudds, 1977) and 20% cover classes in four height bands (0-50 cm, 50-100 cm, 100-150 cm and 150-200 cm). All these measures (tree size, stem density, lateral cover) were then aggregated at the stand level to define a 3x57 environment matrix. Variance inflation factors (VIF; Neter et al., 1996) were computed on this matrix to ensure that colinearity was below the usually recommended threshold (all values were < 5).

Image-based forest descriptors

In each subplot, we took photographs using an EOS Digital Rebel XS camera (Canon Inc., Tokyo, Japan) mounted with a 15-85 mm lens (EF-S f/3.5-5.6 IS USM, Canon Inc., Tokyo, Japan). Photos were taken in four cardinal directions, both horizontally and at a 45-degree angle (Figure 1; see Table 2 for camera settings). On each of the horizontal photographs, we calculated mean information gain (MIG, Proulx and Parrott, 2008) on the hue and intensity color space bands, as well as a green index (ExG-ExR, Meyer and Camargo Neto, 2008). On each 45-degree picture, we calculated an indirect leaf area index (LAI) measure following the method described by Macfarlane (2011). All these measures were aggregated at the stand level to form a second 4x57 environment matrix. VIF values were computed on this second matrix and were also below the recommended threshold.



Fig. 1. An example of close-range images taken in four cardinal directions at two different angles (horizontal and 45°) with a standard DSLR camera. Images are automatically processed to extract three stand descriptor of the forest habitat: texture, greenness cover and leaf area index (LAI).

Table 2. Camera settings.

Exposure	Variable
Focal length	15 mm
Aperture	f/6.3
ISO	800
Resolution	2816 x 1880
Metering mode	Pattern
Focus	Automatic
Image stabilization	ON
Compression	JPEG Medium

Statistical analysis

To model species trait-habitat geometry relationships, we fitted mixed-effect models in which the presence-absence of each species in each stand and year (15 504 data entries) is explained by forest habitat descriptors, species traits and their interactions (Brown et al., 2014; Jamil et al., 2012; Warton et al., 2015). In such models, the interaction parameters can be interpreted as trait-environment relationships (Jamil et al., 2012). We could thereby test our first and second hypotheses about the interaction between bird traits and habitat geometry in a single model and produce parameter estimates and confidence intervals that can be interpreted individually for each interaction term (filter).

We built two independent logistic regressions, one for direct forest descriptors and one for image-based descriptors. Our preliminary analysis showed that the average pairwise correlation (Pearson's $r \pm 1$ SE) of bird species richness across the four survey years was 0.455 (± 0.05), indicating a high variability at the stand level. Also, in some years an important difference in bird observations was detected at stands qualified as noisy but in some years not. As a result, year [2011; 2012; 2013; 2014] and noise [yes; no] terms, as well as their interaction, were included as fixed effects in both models.

We added random intercepts to the models for stands and for the taxonomic structure of the bird species (species within family within order) to account for the hierarchical

structure of our dataset and reduce bias in the parameter estimates (Paterson and Lello, 2003). We fitted generalized linear mixed effects models (GLMM) with the R software version 3.0.3 (R Core Team, 2014) and function `glmer` from package `lme4` version 1.1-7 (Bates et al., 2014), with body size log-transformed and all variables scaled beforehand. We first built full models containing all terms and interactions, and proceeded to a backward variable selection based on the Akaike Information Criteria (AIC). In an iterative process, we removed every term and interaction to assess their contribution to the AIC score. Terms not contributing at least a two points improvement were removed from the model (Burnham and Anderson, 2002). We repeated this process with the newly simplified model until no further improvement was possible. Our first two hypotheses (H1-H2) are tested by the presence of interaction terms between bird traits (body size and feeding substrate) and habitat geometry in the final, most parsimonious, model. As a baseline comparison, we also fitted a model containing only the taxonomic random effect. We checked residuals against fitted values as well as for the absence of spatial autocorrelation.

To measure the accuracy of these models at the species level, we predicted observation probabilities for each traits syndrome (i.e. species), in each habitat geometry (i.e. stands) and each year, while setting the stand random effect to zero. We then compared these probabilities to observed values by calculating the area under the receiver-operator curve, which represents a measure of the fit between two prediction sets.

To test our third hypothesis, that traits-geometry relationships should predict species richness at the community level, we simulated local (stand specific) communities by repeating Bernoulli trials using the model-predicted observation probability of each species in each stand and year, again setting the stand random effect to zero. We then calculated both alpha (mean species richness in stand over 4 years) and gamma diversity (total species richness after 4 years) of these communities and compared them with the diversity observed in each stand. We repeated the above process 1000 times and calculated mean correlations of predicted *versus* observed bird richness and 95% confidence intervals.

Results

All models contained many traits-geometry interactions (see supplementary table S2 and S3 for model parameters) and yielded better AIC scores than models including only the taxonomic random effect, albeit explaining just slightly more variance (Table 3). Examples of the filtering effects of direct and image-based forest descriptors are provided in Figure 2 and 3, including interactions with feeding substrate and body size. Noticeably, while the probability of observing birds belonging to a particular feeding guild responds positively to change in forest geometry, the response can be negative for other guilds (Figure 3).

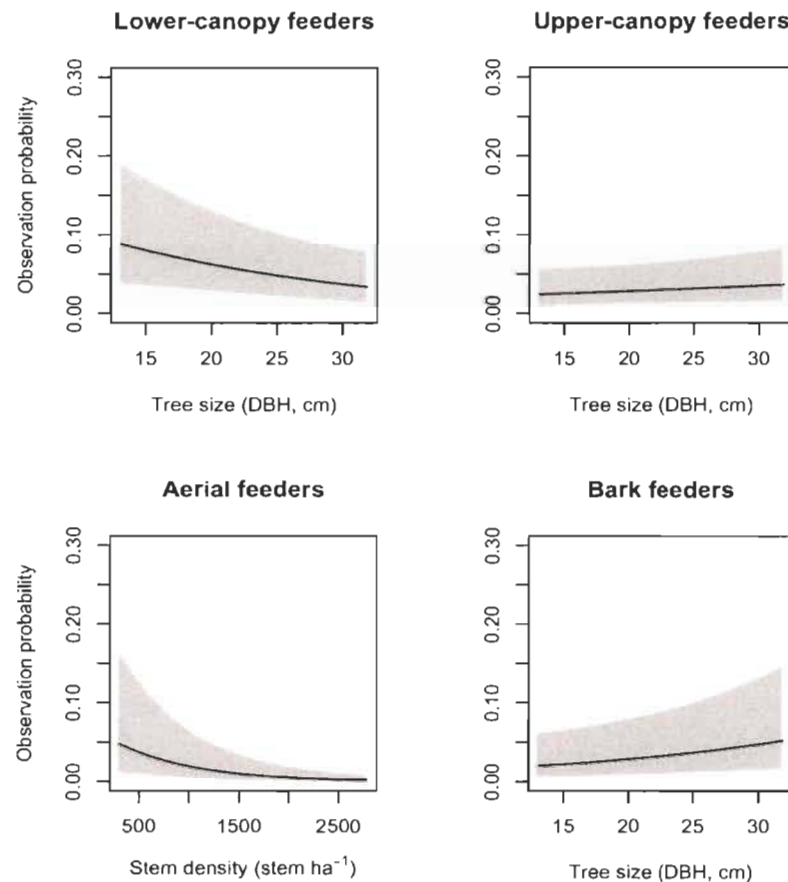


Fig. 2. Interaction between species functional trait and forest habitat geometry modeled through a logistic regression on forest bird presence-absence in La Mauricie National Park (Québec, Canada). Habitat geometry was characterized using direct stand descriptors. Stand and taxonomic random effects were centered at zero to generate these predictions. Mean effects and 95% confidence intervals are shown.

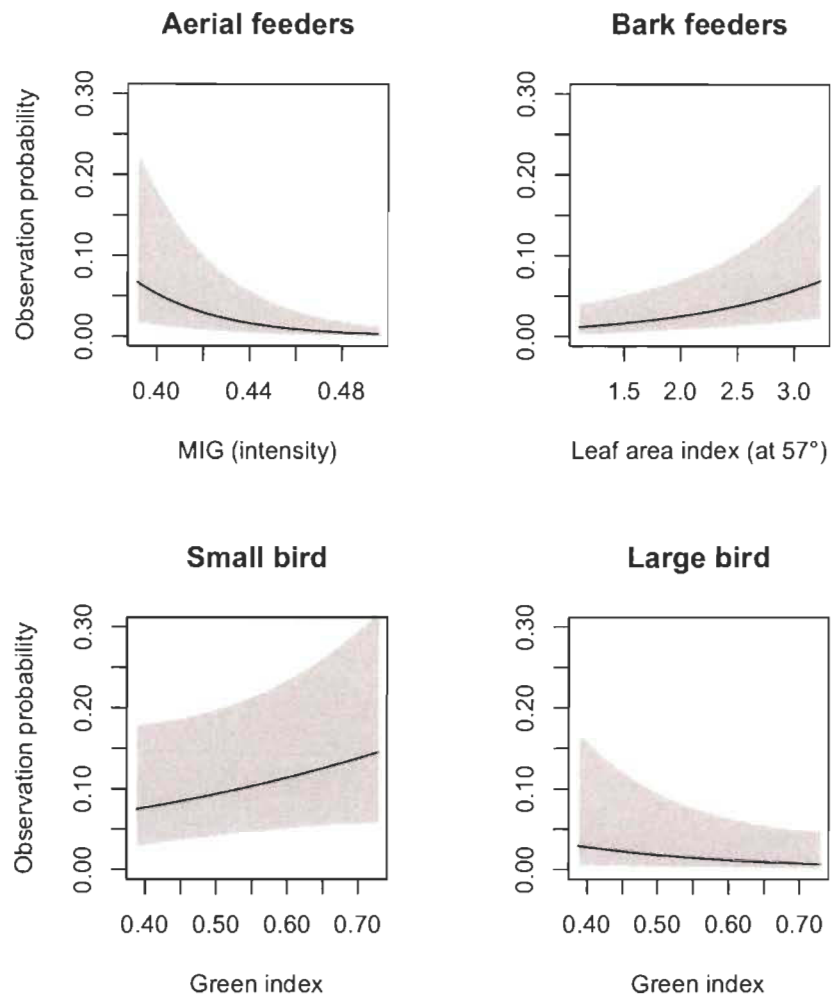


Fig. 3. Interaction between species functional trait and forest habitat geometry modeled through a logistic regression on forest bird presence-absence in La Mauricie National Park (Québec, Canada). Habitat geometry was characterized using image-based photographic descriptors. Stand and taxonomic random effects were centered at zero to generate these predictions. Mean effects and 95% confidence intervals are shown.

Table 3. Assessment metrics for logistic regression models used to explain the presence-absence of forest bird species data in La Mauricie National Park. Models were fitted on 57 forest stands, 68 bird species and four years of data, for a total of 15 504 data entries.

Model	AIC	Tjur's D	Area under ROC	Correlation with observed alpha diversity*	Correlation with observed gamma diversity*
Taxonomic random effect only	8224.2	0.143	0.821	0.007 ± 0.008	0.000 ± 0.008
Direct descriptor × bird traits	8071.3	0.152	0.830	0.266 ± 0.006	0.229 ± 0.007
Image-based descriptors × bird traits	8075.2	0.154	0.830	0.373 ± 0.005	0.327 ± 0.006

* Mean Pearson's $r \pm$ CI at 95%, $n = 1000$ simulations. See text for simulation details.

The two models (direct and image-based) possessed good levels of classification accuracy as assessed by the area under the receiver-operator curve. However, the more complex models were only slightly better than baseline models containing only the taxonomic random effect (Table 3). When simulating whole communities, bird richness predicted from direct and image-based models was moderately correlated with the observed diversity (Table 3).

Discussion

Bird traits-habitat geometry relationships

Habitat geometry filters the regional pool of bird species through its interaction with functional traits, both at the species, and more so at the community level. Some trait-geometry filters (e.g. aerial feeders absent in high stem density stands and larger birds less numerous in stands of high green index) appear to be physical constraints that prohibit birds from using some habitats. Aerial feeders have a harder time catching preys in too dense environments and bigger birds may find it difficult to navigate in settings of high leaf density. Other filters might be proxies for resource availability. For example, the interaction between bark feeders and both tree size and LAI suggests that older (taller and mature) trees offer more opportunities to catch wood-boring insects. The

relationship between the bird feeding height (lower vs. upper canopy) and tree size can be interpreted similarly in terms of feeding opportunities: birds feeding in the higher canopy benefit from larger trees with more feeding substrate at the preferred strata. On the other hand, those feeding lower might see their feeding substrate shrink in stands where the actual canopy is out of their preferential height range.

The classification accuracy of the baseline model, including only stand and species random effects, was only slightly lower than the accuracy of more complex models. This is probably due to both methodological and ecological factors. First, having only two trait axes and 3-5 environmental descriptors to filter 68 bird species might have impeded our ability to detect more subtle patterns. Reducing the trait-space to only two dimensions may have made some traits syndromes essentially redundant. For plants, it was shown that the ability to predict community composition continuously increases with the number of functional traits, up to a plateau of about eight (Laughlin, 2014). To our knowledge, no such figure has ever been calculated for birds, but experts have used up to 18 traits to describe bird ecology (Crocì et al., 2008). Many more traits could be used to further our understanding of the effect of forest geometry. However, functional traits should not be added blindly since modellers would risk over-fitting local regional models at the expense of deriving assembly rules that are not sufficiently general.

Both direct and image-based measures of habitat geometry interacting with bird functional traits allowed our models to predict the alpha species richness of each stand with moderate accuracy; with correlations of 0.27 and 0.37, respectively. Although low in absolute terms, these numbers are considerable when compared to the between-year correlation of alpha species richness at the stand level (0.455). These results can be explained as follows. Stands of higher species richness are those with habitat geometry descriptors that are the less restrictive for a majority of trait syndromes in the regional species pool. A similar reasoning could apply to the notorious positive relationship between short gradients of foliage height diversity (FHD) and bird diversity (Bar-Massada and Wood, 2014). Stands of high FHD (e.g. high leaf and stem density and high tree size) will be of high bird diversity only if trait syndromes associated with

them are common in the species pool. In a region where most species present traits negatively associated with high stem density and tree size, we would predict that diversity is negatively correlated with FHD (see Tomoff, 1974).

Management implications

Our results provide forest management policies to protect declining bird guilds, such as aerial insectivores of North-America (Nebel et al., 2010). For example, from the negative relationship between aerial feeders and stem density, we can conclude that letting forests grow older, through a natural thinning process, should benefit this group. Additionally, analysis of the model coefficients fitted to each functional trait (see table S2) would allow simulating the potential effects of such policies on other guilds. While benefiting aerial insectivores, forest aging would negatively affect lower canopy feeders, because their presence decreases with increasing tree size. Clearly, managing forests for particular bird or other taxonomic groups would be far too simplistic. How different guilds are affected by habitat geometry depends on species-environment trade-offs. Our preliminary results suggest that mature forest should be managed to preserve a spatial mosaic of successional states.

The photographic approach offers an excellent compromise between speed of execution (a matter of minutes per stand) and model accuracy. Predictions from the image-based model were more strongly correlated with the observed bird species richness than those from the model built with classic forest stand descriptors. This higher performance is probably attributable to the fact that a single photo integrates the structure of a large section of a forest stand. The camera we used had a horizontal field of view of 73°, meaning it captured about 20% of the surrounding habitat in one photo.

Some image-based descriptors captured environmental filters that are very close to their physical equivalent (e.g. LAI vs. tree size; texture vs. stem density), while others described habitat components less easily measured with direct descriptors (e.g. green index for foliage density). Although this approach worked well in our study, it might

perform differently in situations where specific resources need to be quantified (e.g. prey-insect density, seed biomass, tree species composition, etc.), because either this information is not captured by images in the visible spectrum or no algorithm exists to extract this information. Nevertheless, image processing and analysis is a fast moving field that should see significant advances in the coming years. Nowadays field technicians already bring a digital camera with them, most of the time for archiving purposes. Simply by standardizing the photographic routine a whole set of useful explanatory variables could be accessible for quantifying habitat geometry.

Conclusion

The present framework uncovers environmental filters structuring forest bird communities through functional traits-habitat geometry interactions. Although local environmental filters represent a rather weak structuring force compared to regional processes, they describe a mechanistic, potentially general, connection between regional and local assembly processes. With the proposed assembly rules in hand, one can proceed to test them in other regions, with two possible outcomes: either the rules described here also apply elsewhere and can be deemed general, or different rules exist in other regions. Such discrepancies would open further ecological questions. Why would animals, presenting the same trait values along the same environmental gradients, respond differently among regions? Such questions can only arise if both species and resources are defined in general terms, providing us with assembly rules that are testable across a broad range of ecosystems and regions.

Acknowledgements

We would like to thank Denis Masse (Parks Canada) for bird data and site access. CAM and RP were supported by fellowships and grants from Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT). We also thank two anonymous reviewers for their helpful comments and suggestions.

References

- Arriaga-Weiss, S.L., Calmé, S., Kampichler, C., 2008. Bird communities in rainforest fragments: Guild responses to habitat variables in Tabasco, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 17, 173-190. doi:10.1007/s10531-007-9238-7
- Bar-Massada, A., Wood, E.M., 2014. The richness-heterogeneity relationship differs between heterogeneity measures within and among habitats. *Ecography (Cop.)*. 37, 528–535. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00590.x
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4.
- Brown, A.M., Warton, D.I., Andrew, N.R., Binns, M., Cassis, G., Gibb, H., 2014. The fourth-corner solution-using predictive models to understand how species traits interact with the environment. *Methods Ecol. Evol.* 5, 344-352.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, second edition. Springer, New York.
- Castaño-Villa, G.J., Ramos-Valencia, S.A., Fontúrbel, F.E., 2014. Fine-scale habitat structure complexity determines insectivorous bird diversity in a tropical forest. *Acta Oecologica* 61, 19-23. doi:10.1016/j.actao.2014.10.002
- Cockle, K.L., Leonard, M.L., Bodrati, A.A., 2005. Presence and abundance of birds in an Atlantic forest reserve and adjacent plantation of shade-grown yerba mate, in Paraguay. *Biodivers. Conserv.* 14, 3265-3288. doi:10.1007/s10531-004-0446-0
- Cottam, G., Curtis, J.T., 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37, 451-460.
- Croci, S., Butet, A., Clergeau, P., 2008. Does Urbanization Filter Birds on the Basis of Their Biological Traits? *Condor* 110, 223-240. doi:10.1525/cond.2008.8409
- De Graaf, R.M., Tilghman, N.G., Anderson, S.H., 1985. Foraging Guilds of North American Birds. *Environ. Manage.* 6, 493-536.
- de la Montaña, E., Rey-Benayas, J.M., Carrascal, L.M., 2006. Response of bird communities to silvicultural thinning of Mediterranean maquis. *J. Appl. Ecol.* 43, 651–659. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01171.x

- Ding, T.S., Liao, H.C., Yuan, H.W., 2008. Breeding bird community composition in different successional vegetation in the montane coniferous forests zone of Taiwan. *For. Ecol. Manage.* 255, 2038-2048. doi:10.1016/j.foreco.2008.01.056
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., Montague-Drake, R., 2008. The role of landscape texture in conservation biogeography: a case study on birds in south-eastern Australia. *Divers. Distrib.* 14, 38-46. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00411.x
- Gauthier, J., Aubry, Y., 1995. Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional : les oiseaux nicheurs du Québec. Service canadien de la faune, Montréal, Québec.
- Hanspach, J., Fischer, J., Stott, J., Stagoll, K., 2011. Conservation management of eastern Australian farmland birds in relation to landscape gradients. *J. Appl. Ecol.* 48, 523-531. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01948.x
- Jamil, T., Ozinga, W.A., Kleyer, M., ter Braak, C.J.F., 2012. Selecting traits that explain species-environment relationships: a generalized linear mixed model approach. *J. Veg. Sci.* 24, 988-1000. doi:10.1111/j.1654-1103.2012.12036.x
- Korňan, M., Holmes, R.T., Recher, H.F., Adamík, P., Kropil, R., 2013. Convergence in foraging guild structure of forest breeding bird assemblages across three continents is related to habitat structure and foraging opportunities. *Community Ecol.* 14, 89-100. doi:10.1556/ComEc.14.2013.1.10
- Laiolo, P., Caprio, E., Rolando, A., 2003. Effects of logging and non-native tree proliferation on the birds overwintering in the upland forests of north-western Italy. *For. Ecol. Manage.* 179, 441-454. doi:10.1016/S0378-1127(02)00542-X
- Laughlin, D.C., 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *J. Ecol.* 102, 186-193. doi:10.1111/1365-2745.12187
- Lawton, J.H., 1999. Are There General Laws in Ecology? *Oikos* 84, 177-192.
- Mac Nally, R., 1994. Habitat-Specific Guild Structure Of Forest Birds In South-Eastern Australia - A Regional-Scale Perspective. *J. Anim. Ecol.* 63, 988-1001.
- Macfarlane, C., 2011. Classification method of mixed pixels does not affect canopy metrics from digital images of forest overstorey. *Agric. For. Meteorol.* 151, 833-840. doi:10.1016/j.agrformet.2011.01.019
- Macfarlane, C., Arndt, S.K., Livesley, S.J., Edgar, A.C., White, D.A., Adams, M.A., Eamus, D., 2007. Estimation of leaf area index in eucalypt forest with vertical foliage, using cover and fullframe fisheye photography. *For. Ecol. Manage.* 242, 756-763. doi:10.1016/j.foreco.2007.02.021

- Martin, T.E., Blackburn, G.A., 2012. Habitat associations of an insular Wallacean avifauna: A multi-scale approach for biodiversity proxies. *Ecol. Indic.* 23, 491-500. doi:10.1016/j.ecolind.2012.05.005
- McDermott, M.E., Wood, P.B., Miller, G.W., Simpson, B.T., 2011. Predicting breeding bird occurrence by stand- and microhabitat-scale features in even-aged stands in the Central Appalachians. *For. Ecol. Manage.* 261, 373-380. doi:10.1016/j.foreco.2010.10.020
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *TRENDS Ecol. Evol.* 21, 178-185.
- Meyer, G.E., Camargo Neto, J., 2008. Verification of color vegetation indices for automated crop imaging applications. *Comput. Electron. Agric.* 63, 282-293. doi:10.1016/j.compag.2008.03.009
- Naidoo, R., 2004. Species richness and community composition of songbirds in a tropical forest-agricultural landscape. *Anim. Conserv.* 7, 93-105. doi:10.1017/s1367943003001185
- Nebel, S., Mills, A., Mccracken, J.D., Taylor, P.D., 2010. Declines of Aerial Insectivores in North America Follow a Geographic Gradient. *Avian Conserv. Ecol.* 5.
- Neter, J., Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J., Li, W., 1996. Applied Linear Statistical Models, Journal Of The Royal Statistical Society Series A General. doi:10.2307/2984653
- Nikolov, S.C., 2009. Effect of stand age on bird communities in late-successional Macedonian pine forests in Bulgaria. *For. Ecol. Manage.* 257, 580-587. doi:10.1016/j.foreco.2008.09.030
- Nudds, T.D., 1977. Quantifying the vegetative structure of wildlife cover. *Wildl. Soc. Bull.* 5, 113-117.
- Paterson, S., Lello, J., 2003. Mixed models: getting the best use of parasitological data. *Trends Parasitol.* 19, 370-375. doi:10.1016/S1471-4922(03)00149-1
- Proulx, R., Parrott, L., 2008. Measures of structural complexity in digital images for monitoring the ecological signature of an old-growth forest ecosystem. *Ecol. Indic.* 8, 270-284. doi:10.1016/j.ecolind.2007.02.005
- R Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing.

- Regroupement Québec Oiseaux, Service canadien de la faune, Études d'Oiseaux Canada, 2011. Guide du participant - Atlas des oiseaux nicheurs du Québec (version 2). Québec.
- Simberloff, D., 2004. Community Ecology: Is It Time to Move On? *Am. Nat.* 163, 787-799.
- Warde, W., Petranka, J.W., 1981. A correction factor table for missing point-center quarter data. *Ecology* 62, 491-494.
- Warton, D.I., Shipley, B., Hastie, T., 2015. CATS regression - a model-based approach to studying trait-based community assembly. *Methods Ecol. Evol.* 6, 389-98. doi:10.1111/2041-210X.12280
- Wolf, A.T., Howe, R.W., Davis, G.J., 1995. Detectability of forest birds from stationary points in Northern Wisconsin. USDA For. Serv. Gen Tech. Rep. PSW-GTR-149 19-23.

Supplementary Material

Table S1. Direct descriptors model parameters

Random effects	Variance	SD		
Species	1.311	1.145		
Family	0.405	0.637		
Order	0.000	0.013		
Stand	0.126	0.355		
Fixed effects	Estimate	Std. Error	z value	p value
Intercept	-2.747	0.422	-6.512	0.000 ***
Year-2012	-0.188	0.085	-2.202	0.028 *
Year-2013	-0.108	0.084	-1.279	0.201
Year-2014	-0.123	0.084	-1.456	0.146
Noisy	-0.929	0.316	-2.941	0.003 **
Body size	-0.692	0.321	-2.156	0.031 *
Substrate-Air	-1.634	0.752	-2.174	0.030 *
Substrate-Bark	-0.507	0.611	-0.829	0.407
Substrate-Ground	0.152	0.507	0.300	0.764
Substrate-Upper-canopy	-0.605	0.462	-1.310	0.190
Tree size	-0.267	0.092	-2.893	0.004 **
Stem density	-0.050	0.076	-0.657	0.511
Year-2012 X Noisy	0.968	0.338	2.867	0.004 **
Year-2013 X Noisy	-0.288	0.406	-0.709	0.478
Year-2014 X Noisy	0.192	0.371	0.518	0.604
Body size X Tree size	-0.095	0.060	-1.579	0.114
Substrate-Air X Tree size	0.377	0.155	2.434	0.015 *
Substrate-Bark X Tree size	0.525	0.123	4.282	0.000 ***
Substrate-Ground X Tree size	0.058	0.093	0.628	0.530
Substrate-Upper-canopy X Tree size	0.375	0.091	4.139	0.000 ***
Substrate-Air X Stem density	-0.615	0.156	-3.938	0.000 ***
Substrate-Bark X Stem density	0.186	0.125	1.482	0.138
Substrate-Ground X Stem density	0.034	0.077	0.446	0.656
Substrate-Upper-canopy X Stem density	-0.029	0.090	-0.320	0.749

Table S2. Image analysis model parameters

Random effects	Variance	SD			
Species	1.310	1.145			
Family	0.403	0.635			
Order	0.000	0.002			
Stand	0.108	0.329			
Fixed effects	Estimate	Std. Error	z value	P value	
Intercept	-2.722	0.421	-6.468	0.000	*
Year-2012	-0.189	0.085	-2.222	0.026	*
Year-2013	-0.109	0.084	-1.295	0.195	
Year-2014	-0.124	0.084	-1.469	0.142	
Noisy	-1.105	0.314	-3.519	0.000	*
Body size	-0.695	0.321	-2.166	0.030	*
Substrate-Air	-1.643	0.750	-2.190	0.029	*
Substrate-Bark	-0.562	0.611	-0.920	0.358	
Substrate-Ground	0.162	0.507	0.319	0.750	
Substrate-Upper-canopy	-0.637	0.462	-1.378	0.168	
Green Index	-0.002	0.121	-0.015	0.988	
LAI	-0.142	0.089	-1.587	0.112	
MIG Hue	-0.034	0.111	-0.303	0.762	
MIG Intensity	-0.140	0.088	-1.585	0.113	
Year-2012 X Noisy	0.966	0.337	2.861	0.004	*
Year-2013 X Noisy	-0.291	0.406	-0.717	0.473	
Year-2014 X Noisy	0.189	0.371	0.508	0.611	
Body size X Green Index	-0.180	0.076	-2.357	0.018	*
Body size X MIG Hue	-0.176	0.073	-2.406	0.016	*
Substrate-Air X LAI	0.145	0.123	1.178	0.239	
Substrate-Bark X LAI	0.504	0.112	4.478	0.000	*
Substrate-Ground X LAI	0.093	0.077	1.207	0.227	
Substrate-Upper-canopy X LAI	0.258	0.080	3.214	0.001	*
Substrate-Air X MIG Intensity	-0.591	0.144	-4.120	0.000	*
Substrate-Bark X MIG Intensity	-0.037	0.117	-0.313	0.754	
Substrate-Ground X MIG Intensity	0.161	0.080	2.006	0.045	*
Substrate-Upper-canopy X MIG Intensity	-0.134	0.084	-1.591	0.112	

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

3.1 Contextualisation

Tel qu'expliqué dans les chapitres précédents, l'écologie des communautés, après avoir produit une quantité innombrable d'études de cas, a maintenant grandement besoin de décrire des règles générales concernant les mécanismes d'assemblage qui sous-tendent les patrons observés, particulièrement dans le règne animal. Un premier pas a d'ailleurs été effectué en ce sens avec l'utilisation des traits fonctionnels (taille de l'animal, nombre d'œufs, type d'alimentation, etc.), plutôt que la description des patrons directement à partir des espèces. Cette approche permet une certaine généralisation au niveau de l'animal, mais elle ne le permet pas nécessairement au niveau de l'habitat.

Nous avons constaté que les mesures basées sur la géométrie de l'habitat (c.-à-d. la taille des objets et leur organisation dans l'espace) sont à la fois applicables à presque tous les écosystèmes et couramment utilisées, parmi d'autres mesures, dans l'étude des communautés. Nous avons aussi constaté que des techniques émergentes d'analyse d'images permettent aujourd'hui d'extraire des mesures indirectes (texture, anisotropie, indices de vert, etc.), décrivant aussi la géométrie des habitats, à partir de photographies numériques.

L'objectif de ce projet de maîtrise était donc de tester si la géométrie de l'habitat pouvait être utilisée, en interaction avec les traits fonctionnels des animaux, pour décrire des règles d'assemblage des communautés qui soient à la fois généralisables (c.-à-d. que l'on peut tester à l'extérieur de la région étudiée) et rapides d'application grâce à l'approche photographique. Pour ce faire, nous avons effectué une première étude de cas en nous concentrant sur les oiseaux chanteurs en milieu forestier, un groupe

taxonomique à la fois facile à étudier et reconnu pour utiliser les structures géométriques de son habitat (taille des arbres, densité, stratification, couvert latéral, etc.).

3.2 Principaux résultats

De façon générale, nos résultats montrent que l'interaction entre les traits fonctionnels des oiseaux et la géométrie de leur habitat structure effectivement les communautés, et ce de plusieurs façons.

À l'aide des mesures traditionnelles de la végétation, elle permet de décrire plusieurs patrons qui pourront éventuellement être testés pour leur généralité. On constate par exemple que la présence des oiseaux qui se nourrissent en vol diminue fortement lorsque la densité de tiges augmente. On peut aussi voir que, si la taille des arbres augmente, la présence des oiseaux qui se nourrissent au milieu de la canopée diminue, alors que ceux se nourrissant dans le haut de la canopée ou sur l'écorce des arbres augmentent.

L'approche basée sur l'analyse d'image permet aussi de décrire une série de patrons similaires, qui pourront être testés pour leur généralité, tout en offrant de surcroît une rapidité d'exécution largement supérieure aux méthodes traditionnelles. On peut constater, entre autres, que dans un gradient de texture (MIG), les oiseaux qui se nourrissent en vol diminuent fortement, alors que dans un gradient d'indice de surface foliaire (LAI), les oiseaux se nourrissant sur l'écorce présentent une augmentation. Alors que les deux exemples précédents illustrent des cas où les mesures basées sur l'analyse d'image correspondent plus ou moins directement à des mesures traditionnelles de l'habitat, on peut aussi observer des patrons, comme le changement de taille des oiseaux dans un gradient d'indice de vert, qu'il ne nous a pas été possible de décrire facilement avec les mesures traditionnelles.

Une fois ces patrons connus, l'approche par l'interaction trait-géométrie permet aussi d'expliquer une partie des patrons de diversité observés à l'intérieur de l'aire

d'étude. L'explication obtenue par ce cadre d'analyse est par ailleurs beaucoup plus élevée lorsqu'on l'applique aux mesures de diversité que lorsque l'on tente de prédire la présence ou l'absence d'une espèce (une combinaison de traits) à un site (une combinaison de géométrie) donné.

3.3 Conclusion

Bien qu'ayant comme but de décrire des patrons généralisables, l'étendue de notre étude se restreint à une seule aire protégée en forêt mixte, ce qui en diminue la portée. Néanmoins, le cadre dans lequel les règles d'assemblage ont été décrites permettra que ces dernières soient testées aisément dans d'autres régions, et ainsi, tester cette généralité. À terme, que les règles soient les mêmes dans toutes les régions ou non, le simple fait de pouvoir le tester sera un grand pas en avant pour l'écologie des communautés. Si les règles sont effectivement les mêmes partout, nous aurons alors compris les grandes règles qui sous-tendent l'assemblage des communautés. Au contraire, si les règles sont différentes d'une région à l'autre, une nouvelle série de questions écologiques concernant les raisons de ces différences pourront être explorées.

Dans les futurs travaux effectués, nous suggérons qu'un protocole de capture d'images photographiques à des angles standards soit mis en place à chacun des sites inventoriés lorsque l'on étudie les relations entre les animaux et leur habitat. Ceci permettrait à la fois d'analyser les habitats à l'aide de mesures difficiles à obtenir sur le terrain (p. ex. utiliser l'indice de vert pour mesurer la densité de feuilles) et surtout de conserver une banque de photo sur laquelle pourront être appliqués de nouveaux indices de description d'habitat basés sur l'analyse d'image, à mesure que ces derniers seront développés (p. ex. indice de dissection, dimension fractale, etc.).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bréda, N. J. J. (2003). Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, 54(392), 2403-2417. <http://doi.org/10.1093/jxb/erg263>
- Brown, A. M., Warton, D. I., Andrew, N. R., Binns, M., Cassis, G., & Gibb, H. (2014). The fourth-corner solution-using predictive models to understand how species traits interact with the environment. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4), 344-352.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and multimodel inference. Second Edition*. New York: Springer-Verlag.
- Cheng, H. D., Jiang, X. H., Sun, Y., & Wang, J. (2001). Color image segmentation: advances and prospects. *Pattern Recognition*, 34, 2259-2281.
- Chesser, R. T., Banks, R. C., Barker, K., Cicero, C., Dunn, J. L., Kratter, A. W., ... Winker, K. (2012). Fifty-Third Supplement to the American Ornithologists' Union Check-List of North American Birds. *The Auk*, 129(3), 573-588. <http://doi.org/10.1525/auk.2012.129.3.1>
- Cody, M. L. (1974). *Competition and the structure of bird communities*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Cumming, S. G., Stralberg, D., Lefevre, K. L., Sólymos, P., Bayne, E. M., Fang, S., ... Song, S. J. (2013). Climate and vegetation hierarchically structure patterns of songbird distribution in the Canadian boreal region. *Ecography*, (May), 001-015. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00299.x>
- De Graaf, R. M., Tilghman, N. G., & Anderson, S. H. (1985). Foraging Guilds of North American Birds. *Environmental Management*, 6(9), 493-536.
- De la Montaña, E., Rey-Benayas, J. M., & Carrascal, L. M. (2006). Response of bird communities to silvicultural thinning of Mediterranean maquis. *Journal of Applied Ecology*, 43(4), 651-659. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01171.x>
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C. J. F., & Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3(2), 143-166.

- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P. R., Thuiller, W., Pavoine, S., & ter Braak, C. J. F. (2014). Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95(1), 14-21.
- Fischer, J., Lindenmayer, D. B., & Montague-Drake, R. (2008). The role of landscape texture in conservation biogeography: a case study on birds in south-eastern Australia. *Diversity and Distributions*, 14(1), 38–46. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00411.x>
- Freemark, K. E., & Merriam, H. G. (1986). Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biological Conservation*, 36(2), 115–141.
- Fuentes, S., Palmer, A. R., Taylor, D., Zeppel, M., Whitley, R., & Eamus, D. (2008). An automated procedure for estimating the leaf area index (LAI) of woodland ecosystems using digital imagery, MATLAB programming and its application to an examination of the relationship between remotely sensed and field measurements of LAI. *Functional Plant Biology*, 35(10), 1070. <http://doi.org/10.1071/FP08045>
- Gauthier, J., & Aubry, Y. (1995). *Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional : les oiseaux nicheurs du Québec*. (Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux, Service canadien de la faune, & région du Q. Environnement Canada, Eds.). Montréal, Québec: Service canadien de la faune.
- Gillespie, A. R., Kahle, A. B., & Walker, R. E. (1987). Color enhancement of highly correlated images. II. Channel ratio and “chromaticity” transformation techniques. *Remote Sensing of Environment*, 22(3), 343-365. [http://doi.org/10.1016/0034-4257\(87\)90088-5](http://doi.org/10.1016/0034-4257(87)90088-5)
- Hanspach, J., Fischer, J., Stott, J., & Stagoll, K. (2011). Conservation management of eastern Australian farmland birds in relation to landscape gradients. *Journal of Applied Ecology*, 48(3), 523-531. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01948.x>
- Holling, C. S. (1992). Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs*, 62(4), 447-502. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2937313>
- Initiative de conservation des oiseaux de l'Amérique du Nord. (2012). *État des populations d'oiseaux du Canada*. Ottawa, Canada.

- Jamil, T., Ozinga, W. A., Kleyer, M., & ter Braak, C. J. F. (2012). Selecting traits that explain species-environment relationships: a generalized linear mixed model approach. *Journal of Vegetation Science*, 24(6), 988-1000. <http://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.12036.x>
- Karr, J. R. (1968). Habitat and avian diversity on strip-mined land in east-central Illinois. *The Condor*, 70(4), 348-357.
- Karr, J. R., & Roth, R. R. (1971). Vegetation structure and avian diversity in several new world areas. *The American Naturalist*, 105(945), 423-435.
- Kisiel, D. S. (1972). Foraging behavior of *Dendrocopos villosus* and *D. pubescens* in Eastern New York State. *The Condor*, 74(4), 393-398.
- Legendre, P., Galzin, R., & Harmelin-Vivien, M. L. (1997). Relating behavior to habitat. Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 78(2), 547-562. [http://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0547:RBTHST\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0547:RBTHST]2.0.CO;2)
- MacArthur, R. H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39(4), 599-619.
- MacArthur, R. H. (1969). Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 6(2), 19-30.
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42(3), 594-598.
- Macfarlane, C., Hoffman, M., Eamus, D., Kerp, N., Higginson, S., McMurtrie, R., & Adams, M. (2007). Estimation of leaf area index in eucalypt forest using digital photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(3-4), 176-188. <http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.10.013>
- Mandelbrot, B. (1967). How long is the coast of Britain? Statistical self-similarity and fractional dimension. *Science*, 156, 636-638. <http://doi.org/10.1126/science.156.3775.636>
- Meyer, G. E., & Camargo Neto, J. (2008). Verification of color vegetation indices for automated crop imaging applications. *Computers and Electronics in Agriculture*, 63(2), 282-293. <http://doi.org/10.1016/j.compag.2008.03.009>
- Morse, D. R., Lawton, J. H., Dodson, M. M., & Williamson, M. H. (1985). Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, 314(April 1985), 731-733.

- Pekin, B., & Macfarlane, C. (2009). Measurement of crown cover and leaf area index using digital cover photography and its application to remote sensing. *Remote Sensing*, 1(4), 1298-1320. <http://doi.org/10.3390/rs1041298>
- Peres, C. A. (2001). Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology*, 15(6), 1490-1505. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.01089.x>
- Perez, A. J., Lopez, F., Benlloch, J. V., & Christensen, S. (2000). Colour and shape analysis techniques for weed detection in cereal fields. *Computers and Electronics in Agriculture*, 25, 197-212.
- Perfecto, I., Vandermeer, J. H., Lopez Bautista, G., Ibarra Nunez, G., Greenberg, R., Bichier, P., & Landridge, S. (2004). Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds. *Ecology*, 85(10), 2677-2681.
- Peterson, G., Allen, C. R., & Holling, C. S. (1998). Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1(1), 6-18.
- Pianka, E. R., & Huey, R. B. (1971). Bird species density in the Kalahari and the Australian deserts. *Koedoe*, 14(1), 123-129.
- Pietikainen, M., Nieminen, S., Marszalec, E., & Ojala, T. (1996). Accurate color discrimination with classification based on feature distributions. In *Proceedings of 13th International Conference on Pattern Recognition* (pp. 833-838 vol.3). Ieee. <http://doi.org/10.1109/ICPR.1996.547285>
- Proulx, R., & Parrott, L. (2008). Measures of structural complexity in digital images for monitoring the ecological signature of an old-growth forest ecosystem. *Ecological Indicators*, 8(3), 270-284. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2007.02.005>
- Proulx, R., & Parrott, L. (2009). Structural complexity in digital images as an ecological indicator for monitoring forest dynamics across scale, space and time. *Ecological Indicators*, 9(6), 1248-1256. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.03.015>
- Recher, H. F. (1969). Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *The American Naturalist*, 103(929), 75-80.
- Roth, R. R. (1976). Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 57(4), 773-782.
- Røv, N. (1975). Breeding bird community structure and species diversity along an ecological gradient in deciduous forest in Western Norway. *Ornis Scandinavica*, 6(1), 1-14.

- Sekercioglu, C. H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(8), 464-71. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2006.05.007>
- Shorrocks, B., Marsters, J., Ward, I., & Evennett, P. J. (1991). The fractal dimension of lichens and the distribution of arthropod body lengths. *Functional Ecology*, 5(4), 457-460.
- Sonnentag, O., Hufkens, K., Teshera-Sterne, C., Young, A. M., Friedl, M., Braswell, B. H., ... Richardson, A. D. (2012). Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 152, 159-177. <http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.09.009>
- Tomoff, C. S. (1974). Avian species diversity in desert scrub. *Ecology*, 55(2), 396-403.
- Trzcinski, M. K., Fahrig, L., & Merriam, H. G. (1999). Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications*, 9(2), 586-593.
- U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Services, & U.S. Department of Commerce (Bureau of the Census). (1996). *National survey of fishing, hunting and wildlife-associated recreation*.
- Warton, D. I., Shipley, B., & Hastie, T. (2015). CATS regression - a model-based approach to studying trait-based community assembly. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(4), 389-398. <http://doi.org/10.1111/2041-210X.12280>
- Whelan, C. J., Wenny, D. G., & Marquis, R. J. (2008). Ecosystem services provided by birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134(1), 25-60. <http://doi.org/10.1196/annals.1439.003>
- Witté, I., Kneeshaw, D., & Messier, C. (2013). Do partial cuts create forest complexity? A new approach to measuring the complexity of forest patterns using photographs and the mean information gain. *The Forestry Chronicle*, 89(3), 50-59.

ANNEXE A

LOCALISATION DES PARCELLES À L'ÉTUDE



Figure A.1 Localisation des points d'écoute à l'étude.

Les 81 points d'écoute ont été sélectionnés par Denis Masse (biologiste au parc de la Mauricie) afin d'être rapidement réalisables (bord de route ou sentiers accessibles en camion) et d'être représentatifs des recouvrements relatifs des différents peuplements du parc dans son entièreté. Le protocole de description de la géométrie de l'habitat a été appliqué en 2012 à 57 des sites (points noirs), choisis pour représenter l'ensemble du gradient disponible. Les 81 points d'écoute ont été visités une fois par été, en 2011, 2012, 2013, et 2014.

ANNEXE B

LISTE DES ESPÈCES

Tableau B.1

Liste des espèces d'oiseaux chanteurs forestiers et leurs traits fonctionnels retrouvés dans les 57 communautés entre 2011 et 2014

Ordre	Famille	Nom français	Nom scientifique	Nom anglais	Poids (g)	Substrat d'alimentation	Code
Passeriformes	Fringillidae	Bec-croisé des sapins	<i>Loxia curvirostra</i>	Red Crossbill	36.5	Haute-canopée	BCSA
Passeriformes	Emberizidae	Bruant à gorge blanche	<i>Zonotrichia albicollis</i>	White-throated Sparrow	25.9	Sol	BRGB
Passeriformes	Emberizidae	Bruant chanteur	<i>Melospiza melodia</i>	Song Sparrow	21.0	Basse-canopée	BRCH
Passeriformes	Emberizidae	Bruant des marais	<i>Melospiza georgiana</i>	Swamp Sparrow	17.0	Sol	BRMA
Passeriformes	Emberizidae	Bruant familial	<i>Spizella passerina</i>	Chipping Sparrow	15.0	Sol	BRFM
Passeriformes	Cardinalidae	Cardinal à poitrine rose	<i>Pheucticus ludovicianus</i>	Rose-breasted Grosbeak	45.6	Haute-canopée	CAPR
Passeriformes	Icteridae	Carouge à épaulettes	<i>Agelaius phoeniceus</i>	Red-winged Blackbird	63.9	Sol	CAEP
Passeriformes	Fringillidae	Chardonneret jaune	<i>Spinus tristis</i>	American Goldfinch	13.2	Basse-canopée	CHJA
Passeriformes	Corvidae	Corneille d'Amérique	<i>Corvus brachyrhynchos</i>	American Crow	458.0	Sol	COAM
Passeriformes	Fringillidae	Durbec des sapins	<i>Pinicola enucleator</i>	Pine Grosbeak	56.4	Haute-canopée	DUSA
Passeriformes	Corvidae	Geai bleu	<i>Cyanocitta cristata</i>	Blue Jay	86.8	Sol	GBL
Galliformes	Phasianidae	Gélinotte huppée	<i>Bonasa umbellus</i>	Ruffed Grouse	621.0	Sol	GEHU
Passeriformes	Corvidae	Grand Corbeau	<i>Corvus corax</i>	Common Raven	1240.0	Sol	GRCB
Piciformes	Picidae	Grand Pic	<i>Dryocopus pileatus</i>	Pileated Woodpecker	308.0	Basse-canopée	GRPI
Passeriformes	Certhiidae	Grimpereau brun	<i>Certhia americana</i>	Brown Creeper	8.4	Écorce	GRBR
Passeriformes	Turdidae	Grive à dos olive	<i>Catharus ustulatus</i>	Swainson's Thrush	30.8	Sol	GRDO
Passeriformes	Turdidae	Grive fauve	<i>Catharus fuscescens</i>	Veery	31.2	Sol	GRFA
Passeriformes	Turdidae	Grive solitaire	<i>Catharus guttatus</i>	Hermit Thrush	31.0	Sol	GRSO
Passeriformes	Fringillidae	Gros-bec errant	<i>Coccothraustes vespertinus</i>	Evening Grosbeak	60.1	Haute-canopée	GBER
Passeriformes	Bombycillidae	Jaseur d'Amérique	<i>Bombycilla cedrorum</i>	Cedar Waxwing	30.6	Air	JAAM
Passeriformes	Emberizidae	Junco ardoisé	<i>Junco hyemalis</i>	Dark-eyed Junco	20.4	Sol	JUAR
Apodiformes	Apodidae	Martinet ramoneur	<i>Chaetura pelagica</i>	Chimney Swift	22.8	Air	MARA
Passeriformes	Turdidae	Merle d'Amérique	<i>Turdus migratorius</i>	American Robin	77.3	Sol	MEAM
Passeriformes	Paridae	Mésange à tête noire	<i>Poecile atricapillus</i>	Black-capped Chickadee	10.8	Basse-canopée	METN
Passeriformes	Corvidae	Mésangeai du Canada	<i>Perisoreus canadensis</i>	Gray Jay	71.1	Haute-canopée	MECA
Passeriformes	Mimidae	Moqueur chat	<i>Dumetella carolinensis</i>	Gray Catbird	36.9	Sol	MOCH
Passeriformes	Tyrannidae	Moucherolle à côtés	<i>Contopus cooperi</i>	Olive-sided	32.1	Air	MOCO

Ordre	Famille	Nom français	Nom scientifique	Nom anglais	Poids (g)	Substrat d'alimentation	Code
		olive		Flycatcher			
Passeriformes	Tyrannidae	Moucherolle des aulnes	Empidonax alnorum	Alder Flycatcher	12.7	Air	MOAU
Passeriformes	Tyrannidae	Moucherolle phébi	Sayornis phoebe	Eastern Phoebe	19.8	Air	MOPH
Passeriformes	Tyrannidae	Moucherolle tchébec	Empidonax minimus	Least Flycatcher	10.3	Air	MOTC
Passeriformes	Parulidae	Paruline à collier	Setophaga americana	Northern Parula	8.6	Haute-canopée	PACL
Passeriformes	Parulidae	Paruline à croupion jaune	Setophaga coronata	Yellow-rumped Warbler	12.9	Basse-canopée	PACJ
Passeriformes	Parulidae	Paruline à flancs marron	Setophaga pensylvanica	Chestnut-sided Warbler	9.8	Basse-canopée	PAFM
Passeriformes	Parulidae	Paruline à gorge noire	Setophaga virens	Black-throated Green Warbler	9.4	Haute-canopée	PAGN
Passeriformes	Parulidae	Paruline à gorge orangée	Setophaga fusca	Blackburnian Warbler	10.1	Haute-canopée	PAGO
Passeriformes	Parulidae	Paruline à joues grises	Oreothlypis ruficapilla	Nashville Warbler	8.9	Basse-canopée	PAJG
Passeriformes	Parulidae	Paruline à poitrine baie	Setophaga castanea	Bay-breasted Warbler	13.1	Haute-canopée	PAPB
Passeriformes	Parulidae	Paruline à tête cendrée	Setophaga magnolia	Magnolia Warbler	8.9	Basse-canopée	PATC
Passeriformes	Parulidae	Paruline bleue	Setophaga caerulescens	Black-throated Blue Warbler	10.5	Basse-canopée	PABL
Passeriformes	Parulidae	Paruline couronnée	Seiurus aurocapilla	Ovenbird	22.5	Sol	PACO
Passeriformes	Parulidae	Paruline des ruisseaux	Parkesia noveboracensis	Northern Waterthrush	17.8	Rivage	PARU
Passeriformes	Parulidae	Paruline du Canada	Cardellina canadensis	Canada Warbler	10.6	Basse-canopée	PACA
Passeriformes	Parulidae	Paruline flamboyante	Setophaga ruticilla	American Redstart	8.5	Basse-canopée	PAFL
Passeriformes	Parulidae	Paruline masquée	Geothlypis trichas	Common Yellowthroat	10.3	Basse-canopée	PAMA
Passeriformes	Parulidae	Paruline noir et blanc	Mniotilta varia	Black-and-white Warbler	11.0	Écorce	PANB
Passeriformes	Parulidae	Paruline obscure	Oreothlypis peregrina	Tennessee Warbler	10.2	Haute-canopée	PAOB
Passeriformes	Parulidae	Paruline rayée	Setophaga striata	Blackpoll Warbler	13.0	Haute-canopée	PARA
Passeriformes	Parulidae	Paruline tigrée	Setophaga tigrina	Cape May Warbler	11.0	Haute-canopée	PATI
Passeriformes	Parulidae	Paruline triste	Geothlypis philadelphia	Mourning Warbler	13.0	Sol	PATR
Piciformes	Picidae	Pic à dos noir	Picoides arcticus	Black-backed Woodpecker	72.0	Écorce	PIDN
Piciformes	Picidae	Pic chevelu	Picoides villosus	Hairy Woodpecker	70.0	Écorce	PICH
Piciformes	Picidae	Pic flamboyant	Colaptes auratus	Northern Flicker	135.0	Sol	PIFL
Piciformes	Picidae	Pic maculé	Sphyrapicus varius	Yellow-bellied Sapsucker	50.3	Écorce	PIMA
Piciformes	Picidae	Pic mineur	Picoides pubescens	Downy Woodpecker	27.0	Écorce	PIMI
Passeriformes	Tyrannidae	Pioui de l'Est	Contopus virens	Eastern Wood-Pewee	14.1	Air	PIES
Passeriformes	Cardinalidae	Piranga écarlate	Piranga olivacea	Scarlet Tanager	28.6	Haute-canopée	PIEC
Passeriformes	Icteridae	Quiscale bronzé	Quiscalus quiscula	Common Grackle	127.0	Ground	QUBR
Passeriformes	Regulidae	Roitelet à couronne dorée	Regulus satrapa	Golden-crowned Kinglet	6.3	Basse-canopée	ROCD
Passeriformes	Regulidae	Roitelet à couronne rubis	Regulus calendula	Ruby-crowned Kinglet	6.9	Basse-canopée	ROCR
Passeriformes	Fringillidae	Roselin pourpré	Haemorhous purpureus	Purple Finch	24.9	Haute-canopée	ROPO
Passeriformes	Sittidae	Sittelle à poitrine blanche	Sitta carolinensis	White-breasted Nuthatch	21.1	Écorce	SIPB
Passeriformes	Sittidae	Sittelle à poitrine rousse	Sitta canadensis	Red-breasted Nuthatch	9.8	Écorce	SIPR

Ordre	Famille	Nom français	Nom scientifique	Nom anglais	Poids (g)	Substrat d'alimentation	Code
Passeriformes	Fringillidae	Tarin des pins	<i>Spinus pinus</i>	Pine Siskin	14.6	Haute-canopée	TAPI
Columbiformes	Columbidae	Tourterelle triste	<i>Zenaid macroura</i>	Mourning Dove	126.5	Sol	TOTR
Passeriformes	Troglodytidae	Troglodyte des forêts	<i>Troglodytes hiemalis</i>	Winter Wren	8.9	Sol	TRMI
Passeriformes	Tyrannidae	Tyran huppé	<i>Myiarchus crinitus</i>	Great Crested Flycatcher	33.5	Air	TYHU
Passeriformes	Vireonidae	Viréo à tête bleue	<i>Vireo solitarius</i>	Blue-headed Vireo	16.6	Basse-canopée	VITB
Passeriformes	Vireonidae	Viréo aux yeux rouges	<i>Vireo olivaceus</i>	Red-eyed Vireo	16.7	Haute-canopée	VIYR

La nomenclature des 67 taxa étudiés provient de l'association américaine des ornithologues (53e supplément; Chesser et al. 2012). Le poids de chaque espèce provient de l'Atlas des oiseaux nicheurs du Québec (Gauthier et Aubry 1995) et le substrat d'alimentation de De Graaf (1985).

ANNEXE C

RELATIONS ENTRE LES DESCRIPTEURS DE LA VÉGÉTATION

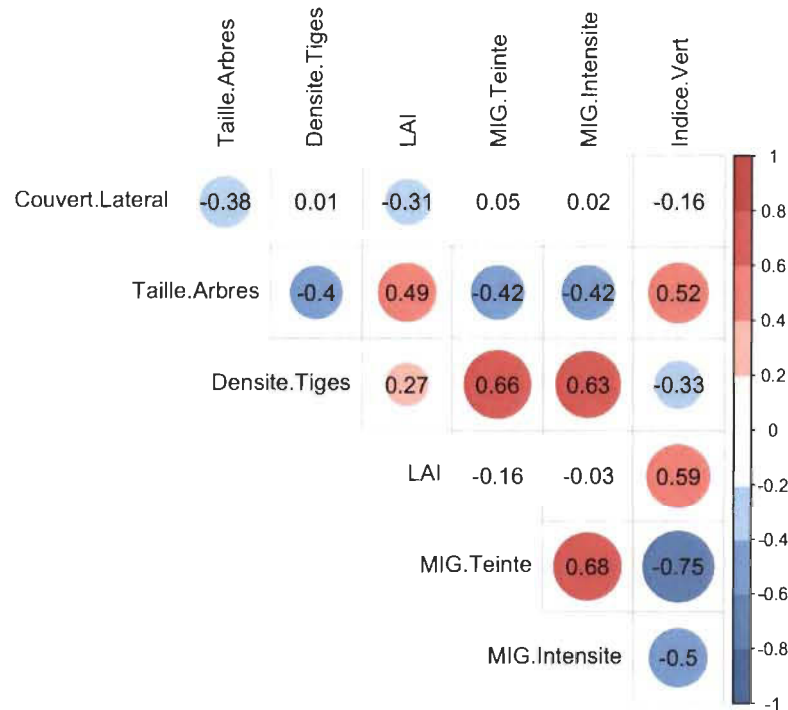


Figure C.1 Corrélations entre les variables décrivant la végétation.

Les variables décrivant la végétation ont été mesurées dans 57 peuplements du Parc national de la Mauricie à l'été 2013. Elles sont divisées en deux groupes, soit les variables mesurées physiquement dans le peuplement (couvert latéral, taille des arbres et densité de tiges) et celles mesurées à l'aide d'indices calculés sur des photos des peuplements (indice de surface foliaire [LAI], textures [MIG teinte et MIG intensité] et indice de vert). La description des variables est détaillée à la section 1.4.